УДК 599.742.1

Л. С. Шевченко, Б. Э. Борисовец

ВНУТРИВИДОВАЯ СТРУКТУРА ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР (С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МНОГОМЕРНОГО АНАЛИЗА)

СООБЩЕНИЕ 1. ВОЛК

На фоне недостаточно разработанной внутривидовой структуры волка (*Canis lupus*) наибольший интерес в плане таксономических исследований представляет степной *Canis lupus campestris* Dwigubski, 1804. Его подвидовой ранг признается большинством авторов, но морфологические особенности и границы ареала не совсем ясны. По мнению В. Г. Гептнера (1967), признаки данного подвида неоднородны по всему ареалу: степная зона европейской части СССР, Казахстана, северная и внутренняя Монголия. Автор высказывает предположение, что в степных областях Украины обитает не настоящий степной волк, а более крупный лесной среднерусский или «лесостепной» волк. Основанием для такой гипотезы послужило сообщение А. П. Корнеева (1950) о том, что в степной Украине к концу 19 в. волки были истреблены полностью и замещены здесь переселенцами из лесостепной зоны (нормативная форма) в период массового размножения волков во время второй мировой войны. Однако литературные сведения 20-х гг. (Браунер, 1923; Барабаш-Никифоров, 1928 и др.) и данные заготовок шкур волка опровергают это предположение. Выводы А. П. Корнеева об идентичности краниологических показателей лесных и степных волков на Украине не подкреплены фактическим материалом. Из 16 черепов, имевшихся в распоряжении автора, только 2 принадлежали особям из степной зоны (Ворошиловградской и Донецкой обл.).

На основании изучения географической изменчивости краниологических показателей волка различных популяций лесной, лесостепной и степной зон европейской части СССР И. Г. Гурский (1969, 1978, 1983 и др.) пришел к заключению, что выделять степную форму в самостоятельный подвид нет оснований, поскольку степные волки отличаются от лесных и лесостепных не больше, чем последние между собой. По его мнению, подвидовая дифференциация волка как в Старом, так и Новом Свете вообще неоправдана.

Как и А. П. Корнеев, И. Г. Гурский (1979) указывает, что степные волки на Украине были полностью истреблены, однако современная популяция в Одесской обл. (единственное популяционное ядро в настоящее время в Северном Причерноморье) сформировалось за счет переселенцев не из восточных областей, а из западных — бывшей Бессарабии. Посольку территория последней является как бы естественным продолжением карпатского ареала вида на юге, то генетическое родство, по мнению автора, карпатской, молдавской и одесской популяций очевидно. Именно этим И. Г. Гурский объясняет морфологическое сходство черепов (в частности более мелкие размеры) волков указанных регионов, объединяя их в одну юго-западную популяцию, изолированную от основного ареала вида. По мнению автора, граница разрыва проходит по северо-восточной части Львовской обл. Но данные былого и современного распространения волка в республике опровергают эту концепцию.

В последней публикации по систематике волка В. Е. Соколов и О. Л. Россолимо (1985), не принимая во внимание точку зрения И. Г. Гурского, указывают для нашей страны пять подвидов, в том числе для степной зоны европейской части СССР — *Canis lupus campestris*. Отсутствие единой точки зрения на систематическое положение степной популяции волка на Украине и историю ее формирования послужило основной причиной для проведения дополнительных исследований по внутривидовой структуре вида в республике с использованием современных методов обработки краниометрических данных. В этом плане, кроме степной популяции, определенный интерес представляет и карпатская популяция, обитающая в условиях резко отличимых от других природных зон республики.

Материал и методика. Проведен сравнительный морфологический анализ по 25 краниометрическим показателям (схема промеров черепа на рис. 1, Шевченко, 1987), массе и размерам тела, окраске и структуре волосяного покрова волков лесной зоны

(Ленинградская, Новгородская области, Литва, Киевская и Черниговская области), Восточных Карпат (Закарпатская, Ивано-Франковская и Львовская области) и степной зоны Украины (Одесская обл.). Использовано 193 черепа взрослых волков из фондохранилищ Института зоологии АН УССР, Зоологического института АН СССР, Литовского зоологического музея (г. Каунас), Одесского и Киевского университетов и личной коллекции К. А. Татаринова, а также ряда охотничьих хозяйств Закарпатья. Просмотрено 447 шкур на пушно-меховых базах и в указанных фондохранилищах, использовано описание С. В. Кучмеля по окраске 168 шкур волка из БССР (письменное сообщение). Все черепа были разделены на три выборки по местам сбора — лесная, степная зона и Карпаты. Объединить черепа волков из Северо-Запада и Украинского Полесья в одну «лесную» выборку позволило отсутствие между ними достоверно различимых признаков.

При обработке краниометрических данных, кроме традиционного метода сравнительного анализа (критерия Стьюдента), был использован многомерный дискриминантный анализ, широко применяемый в последние годы в таксономических исследованиях различных групп животных, в том числе и Canidae (Jolicoeur, 1959; Witt, Deblase, 1983 a. o.).

Для поиска краниометрических отличий особей взятых совокупностей использован аппарат линейных дискриминантных функций. Суть выбранного подхода такова. Любой объект, на котором измерено несколько признаков, можно представить в виде точки многомерного пространства признаков (ПП). Исследованные черепа образуют некоторое облако точек в двадцатипятимерном ПП (по числу измеренных признаков). Особи, значительно различающиеся по комплексу признаков, занимают в этом пространстве точки, удаленные друг от друга на значительное расстояние, сходные — располагаются близко одна к другой, а идентичные — налегают друг на друга. С помощью методов дискриминантного анализа выполняется проецирование множества изучаемых объектов из исходного ПП в пространство, наилучшим образом разделяющее указанные подмножества. Иными словами, дискриминантные процедуры отыскивают такую «точку зрения» на выборочное облако, при котором объекты, принадлежащие разным классам, максимально отдалены друг от друга. Такого положения может и не быть, когда объекты разных совокупностей находятся в ПП вперемежку. В такой ситуации нет оснований говорить о наличии неслучайных различий между классами по выбранному набору характеристик.

При дискриминации двух групп проецирование осуществляется на прямую, то сеть необходим лишь один обобщенный признак. Если желательно одновременное различение трех или более совокупностей, выборочные точки из ПП отображаются на плоскость или гиперплоскость (это зависит как от числа классов, так и от их взаимного положения в признаковом пространстве). Следовательно, потребуются два или более признака — дискриминатора.

Для поиска дискриминантных функций в случае разделения двух классов мы воспользовались следующими соотношениями (Рао, 1968):

$$A = (\overline{X}_1^0 - \overline{X}_2^0) \cdot S^{-1}\ , \qquad (1)$$

$$C = 0{,}5 \cdot (\overline{X}_1^0 \cdot S^{-1} \cdot \overline{X}_1 - \overline{X}_2^0 \cdot S^{-1} \cdot \overline{X}_2). \qquad (2)$$

Используя несложные вычисления, любую особь можно отнести к одному из двух классов:

$$d_i = A \cdot x_i - C. \qquad (3)$$

Если $d_i \geqslant 0$, то объект следует отнести к первой совокупности, при $d_i < 0$ — ко второй. В случае трех выборок оси искомого пространства найдены из формулы (Фукунага, 1979):

$$(S^{-1} \cdot S_b - \lambda_i I)\, l_i = 0. \qquad (4)$$

В уравнениях 1—4 приняты следующие обозначения:

$$S_b = \sum_{i=1}^{k} n_i (\overline{X}_i - \overline{X}_0)(\overline{X}_i - \overline{X}_0); \qquad S = \sum_{i=1}^{k} S_i;$$

$$S_i = \sum_{x \in x_i} (X - \overline{X}_i)(X - \overline{X}_i);$$

$$\overline{X}_i = n_i^{-1} \cdot \sum_{x \in X_i} x, \qquad \overline{X}_0 = n^{-1} \cdot \sum_{i=1} n_i \cdot \overline{X}_i;$$

$$n = \sum_{i=1}^{k} n_i,$$

где X — вектор признаков, измеренных на одном из объектов; X_i — множество объектов, составляющих i-ый класс; n_i — объем этого класса; k — число классов. Собственные значения λ_i и соответствующие им собственные векторы l_i определяются из характеристического уравнения.

Дискриминантная функция использована нами и для определения пола животного, поскольку в нашем распоряжении имелось 12 черепов, без указания пола животных. Чтобы включить их в анализ, была построена дискриминантная функция для различения самцов и самок. Вычисление проводилось по формуле (3), где X_i — это 25 взятых промеров с i-ого черепа; А — 25 коэффициентов, по одному для каждого промера; С — свободный член: формула (3) записана в векторной форме, поэтому X_1 и X_2 — это не отдельные числа, а некоторый набор чисел. Значения X_i измеряются на определяемом черепе, а значения А и С вычисляются с помощью определенных правил по обучающей выборке, в которую были включены все черепа известного пола (181 экз.). Если при этом результат оказывался отрицательным, то череп относился к самцам, в противном случае — к самкам.

Результаты исследования. По абсолютным промерам черепа лесных, карпатских и степных волков отличаются незначительно (табл. 1 и 2), хотя первые все же крупнее. Индивидуальная изменчивость краниологических показателей проявляется значительно сильнее, чем географическая. Различия линейных промеров черепов у волков

Таблица 1. Морфометрические показатели черепа волков (самцы)

Признаки	Степная зона, n=32			Лесная зона, n=68			Карпаты, n=15		
	Lim	M	±m	Lim	M	±m	Lim	M	±m
1.	212,0—259,0	236,84	1,92	206,0—258,0	239,10	1,10	204,0—248,0	232,47	3,36
2.	231,0—286,0	257,37	2,20	221,0—282,0	258,63	1,97	228,0—270,0	250,07	3,63
3.	202,0—246,0	224,59	1,80	207,0—245,0	225,97	0,92	202,0—234,0	218,73	3,02
4.	72,0—95,0	84,41	1,05	71,0—92,0	85,01	0,55	79,0—90,0	83,67	1,03
5.	109,0—131,0	121,88	0,84	103,0—128,0	117,79	0,50	106,0—127,0	115,13	1,67
6.	43,0—54,0	47,36	0,47	41,0—55,0	48,07	0,37	42,0—50,0	46,33	0,58
7.	68,0—82,0	75,41	0,65	66,0—86,0	77,54	0,47	69,0—85,0	78,53	1,20
8.	121,0—162,0	136,67	1,34	114,0—155,0	142,76	1,03	125,0—155,0	138,46	2,09
9.	37,0—53,0	44,25	0,69	37,0—56,0	46,92	0,53	40,0—52,0	45,33	0,86
10.	37,0—46,0	41,91	0,41	37,0—49,0	43,28	0,21	37,0—49,0	41,27	0,76
11.	75,5—87,0	81,70	0,54	71,0—89,0	83,31	0,49	76,0—87,0	81,67	0,83
12.	63,0—78,0	69,67	0,61	63,0—76,0	69,47	0,32	61,0—77,0	68,00	0,95
13.	171,0—204,0	188,27	1,37	161,0—204,0	189,10	0,95	169,0—192,0	184,00	2,15
14.	64,0—81,0	74,44	0,74	59,0—86,0	75,88	0,59	64,0—80,0	73,67	1,12
15.	112,0—139,0	125,69	1,09	109,0—135,0	126,94	0,53	114,0—129,0	122,90	1,20
16.	92,0—115,0	104,03	0,90	93,0—117,0	105,31	0,50	95,0—115,0	102,80	1,62
17.	113,0—138,0	125,53	1,08	108,0—135,0	126,90	0,56	133,0—128,0	122,13	1,27
18.	20,0—27,0	23,86	0,31	19,0—27,0	24,31	0,18	21,0—26,0	24,10	0,30
19.	12,5—18,0	15,06	0,21	12,0—18,0	15,41	0,14	13,0—18,0	15,33	0,13
20.	65,0—81,0	74,02	0,60	58,0—80,0	74,12	0,44	67,0—78,0	73,13	0,91
21.	16,0—24,0	19,52	0,32	13,0—26,0	22,10	0,28	18,0—25,0	22,13	0,46
22.	23,0—35,0	31,06	0,46	25,0—35,0	31,35	0,26	28,0—35,0	30,93	0,25
23.	75,0—105,0	85,77	0,96	77,0—95,0	88,46	0,49	78,0—94,0	84,87	1,20
24.	50,0—73,0	60,75	1,10	53,0—79,0	64,77	0,76	55,5—71,0	61,03	1,13
25.	45,0—56,0	51,50	0,58	43,0—58,0	53,28	0,39	45,0—58,0	52,53	0,98

Примечание: 1 — кандилобазальная длина; 2 — общая длина; 3 — основная длина; 4 — длина носовой кости; 5 — длина нёбной кости; 6 — ширина в области верхних клыков; 7 — ширина в области P^4; 8 — скуловая ширина; 9 — межглазничная ширина; 10 — заглазничная ширина; 11 — мастоидная ширина; 12 — ширина мозговых капсул; 13 — длина нижней челюсти; 14 — высота нижней челюсти; 15 — длина верхнего зубного ряда; 16 — длина верхнего зубного ряда от C^1; 17 — длина нижнего зубного ряда; 18 — длина P^4; 19 — ширина C^1; 20 — ширина между слуховыми капсулами; 21 — ширина нёбной вырезки; 22 — длина слуховых капсул; 23 — высота черепа; 24 — ширина между заглазничными отростками; 25 — ширина в области foramen infraorbitalis.

Таблица 2. Морфометрические показатели черепа волков (самки)

Признаки	Степная зона, n=23			Лесная зона, n=42			Карпаты, n=13		
	Lim	M	±m	Lim	M	±m	Lim	M	±m
1.	212,0—230,5	223,54	1,19	206,0—240,0	226.57	1,19	189,0—247,0	218,31	4,24
2.	228,0—252,0	240,96	1,44	218,0—258,0	243,19	1,37	196,0—280,0	232,15	5,65
3.	201,0—220,0	212,17	1,14	196,0—226,0	214,50	1,11	175,0—233,0	205,23	4,15
4.	66,0—85,0	77,65	0,92	70,0—87,0	78,64	0,66	62,0—87,0	76,12	1,89
5.	108,5—120,5	115,04	0,68	102,0—121,0	112,55	0,65	94,0—119,0	106,69	1,84
6.	40,0—47,0	43,88	0,37	42,0—49,0	44,29	0,29	39,0—49,0	43,15	0,77
7.	65,0—78,0	70,50	0,57	67,0—78,0	72,10	0,41	65,0—82,0	72,31	1,31
8.	119,0—140,0	129,35	1,20	113,0—146,0	132,38	0,94	98,0—143,0	127,08	3,64
9.	33,0—52,0	43,20	0,71	38,0—51,0	43,21	0,33	34,0—51,5	42,15	1,27
10.	35,0—45,0	40,59	0,51	35,0—47,0	41,67	0,44	35,0—42,5	39,73	0,60
11.	74,0—81,0	78,20	0,45	71,0—85,0	78,93	0,41	62,5—80,0	74,73	1,44
12.	62,0—71,0	68,20	0,46	62,0—72,0	67,55	0,36	63,0—79,0	67,77	1,50
13.	167,0—184,0	177,00	1,08	163,0—192,0	179,00	0,99	142,0—195,0	168,46	3,60
14.	63,0—75,0	69,17	0,56	65,0—84,0	71,00	0,62	57,0—77,0	66,69	1,40
15.	112,0—123,0	118,30	0,69	110,0—128,0	120,91	0,59	102,0—131,0	115,62	2,02
16.	83,0—108,0	98,11	1,15	90,0—109,0	100,29	0,59	83,0—110,0	95,46	1,80
17.	112,0—124,0	119,02	0,75	110,0—127,0	121,00	0,61	102,0—124,0	113,62	1,71
18.	20,0—24,0	22,17	0,25	20,0—27,0	23,16	0,20	19,0—26,0	22,92	0,47
19.	11,0—15,0	13,24	0,23	12,0—16,0	13,98	0,17	9,0—20,0	13,62	0,16
20.	68,0—77,0	71,30	0,51	65,0—78,0	71,21	0,48	64,0—72,0	68,46	0,83
21.	16,0—22,0	19,50	0,29	19,0—26,0	21,76	0,25	19,0—25,0	20,85	0,50
22.	26,0—32,0	29,70	0,35	28,0—34,0	30,67	0,26	25,0—32,0	29,39	0,56
23.	75,0—85,5	81,37	0,66	72,0—90,0	83,47	0,63	68,0—88,0	78,08	1,47
24.	52,0—68,0	58,52	0,79	51,0—70,0	60,31	0,69	50,0—66,0	57,15	1,52
25.	45,0—54,0	49,09	0,42	46,0—56,0	50,41	0,34	46,0—58,0	50,62	0,88

лесной и карпатской популяций по всем показателям недостоверны ($p>0{,}001$). Между лесной и степной популяциями статистически достоверные различия ($p<0{,}001$) выявлены у самцов по 5-му, 8-му и 21-му признакам; у самок — лишь по 21-му. Достоверные различия между карпатской и степной популяциями обнаружены у самцов по 5-му и 21-му признакам; у самок — по 5-му и 13-му признакам.

По относительным размерам черепа (проанализировано 15 индексов) межпопуляционные различия еще меньше. Статистически достоверная разница установлена лишь между степными и лесными волками: у самцов и самок — по индексу скуловой ширины (у степных самцов 53,23±0,40, у лесных 55,56±0,48; у самок соответственно 52,6±0,23 и 54,9±0,43), у самцов по относительной ширине черепа в области подглазничного отверстия (степные 21,32±0,21 и лесные 22,63±0,18) и по индексу ширины черепа в области надглазничных отростков (25,22±0,39 и 27,85±0,41).

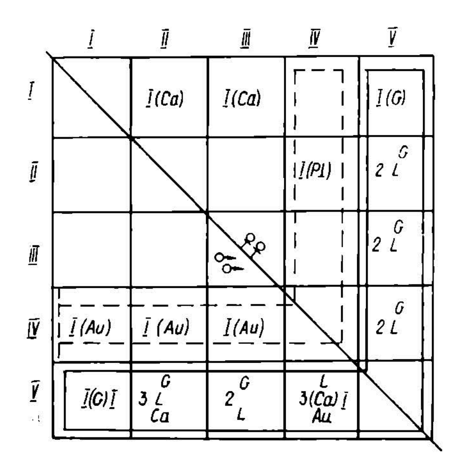
Отличия в указанных признаках свидетельствуют, что у степных волков череп более узкий и как бы вытянутый по сравнению с лесными.

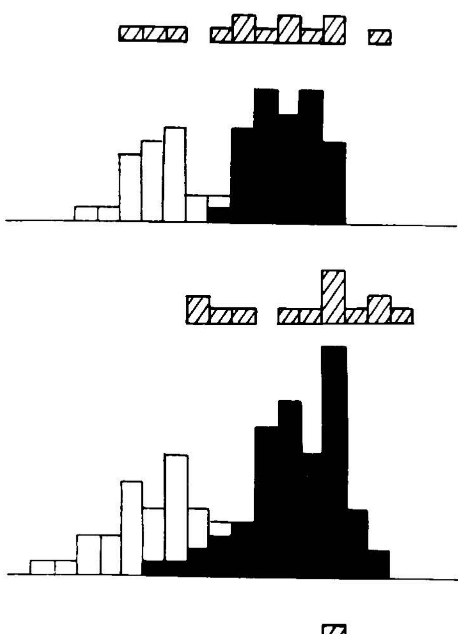
Для выявления возможных краниологических различий между лесными и степными волками с помощью дискриминантного анализа было взято соотношение (1). Получено два варианта дискриминантных функций — для различения только самцов и только самок. После проецирования выборок на разделяющую прямую (рис. 2) оказалось, что волки, населяющие степную и лесную зоны, отличаются друг от друга по комплексу черепных признаков. Различия между самками выражены более отчетливо, чем между самцами. Наибольшее наложение групп отмечено в том случае, когда при расчете дискриминантной функции не учитывался пол особи. Но и в этом случае было верно классифицировано более 93 % особей. При проецировании карпатской выборки на полученные дискриминирующие прямые (рис. 2) оказалось, что она ближе к лесной, чем к степной. При классификации всего материала на две совокупности (лесную и степную) лишь 5 из 28 черепов были расположены ближе к степным.

Для одновременного разделения трех выборок (карпатской, лесной и степной) использовано соотношение (4). При проецировании на плоскость, оптимально разделяющую указанные совокупности, все выборочные точки образуют единое облако (рис. 3, 4), но особи из разных природных зон занимают в ПП свои, мало пересекающиеся области. Причем по первому обобщенному собственному вектору (ось аб-

сцисс) особи из степной зоны отделяются от особей из Карпат и лесной зоны. По второму собственному вектору (ось ординат) карпатские волки отделяются от остальных. Но такая конфигурация выборочных облаков все же указывает на их близость к лесным волкам.

Поскольку в работе использованы мощные математические средства, не исключена такая ситуация, когда объекты, мало отличающиеся по своим параметрам, будут хорошо различаться с помощью дискриминантных функций. В связи с этим необходимо было проверить, не является ли полученное нами довольно четкое разделение выборок следствием исключительной мощности используемых процедур? Для ответа на этот вопрос проделаны следующие эксперименты. Были сформированы выборки, в которые случайным образом было отобрано при-





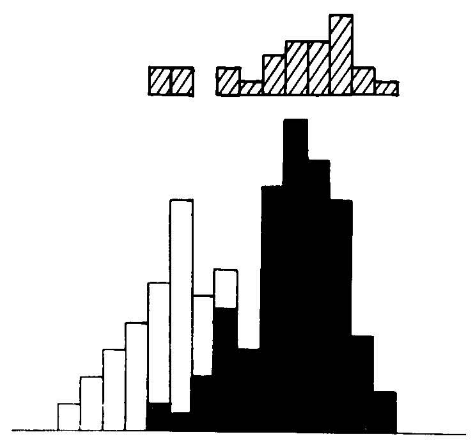


Рис. 1. Сумма достоверно различимых (по критерию Стьюдента) экстерьерных признаков у волков из различных выборок:
I — Литва; *II* — Белоруссия; *III* — лесная зона Украины; *IV* — Западные Карпаты; *V* — степная зона Украины.

Рис. 2. Результаты дискриминации выборок из лесной и степной зон (сверху вниз: самки, самцы, без разделения пола):
белый — из степной зоны; черный — из лесной зоны; штрихованный — из Карпат.

мерно равное количество особей обоего пола степной и лесной зон, и с помощью описанных выше методов сделана попытка их разделить. Оказалось, что надежного разделения случайно сформированных выборок использованные процедуры обеспечить не могут (рис. 5. 6). Таким образом, проведенная экспериментальная проверка подтверждает результат сравнения выборок: во-первых, волки лесной и степной зон значительно различаются между собой по взятому комплеску признаков, и во-вторых, волки Карпат ближе к лесным, хотя и обладают некоторыми морфологическими особенностями.

Масса и размеры тела (табл. 3). Проследить закономерность изменения этих признаков в широтном направлении в полном объеме от Ленинграда до Одессы не представляется возможным из-за отсутствия данных по северо-западным областям. Для более полной картины географической изменчивости экстерьерных признаков в пределах лесной зоны в сравнительный анализ была включена выборка из Белорус-

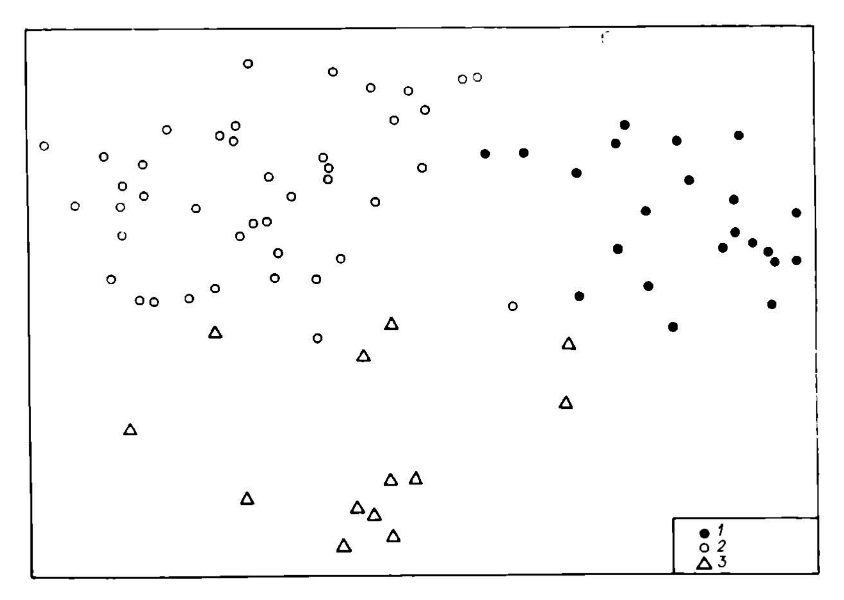


Рис. 3. Результаты одновременного разделения трех выборок (самки):
1 — из степной зоны; 2 — из лесной зоны; 3 — из Карпат.

сии (данные П. Г. Козло). Из-за недостатка материала по Восточным Карпатам использованы данные по Западным Карпатам (Hell, Paul, 1982). Имевшееся в нашем распоряжении небольшое число данных из Закарпатья (5 ♂ и 3 ♀) вполне соотвествовали данным указанных авторов. Масса и размеры тела волков степной зоны Украины приводятся по И. Г. Гурскому (1969).

Результаты сравнительного анализа (рис. 6), показывают, что географическая изменчивость экстерьерных показателей выше краниометрических. Степная популяция четко отделяется от карпатской и лесной популяций более мелкими размерами. Масса тела меньше в среднем на 6—7 кг (15 %), длина тела — на 5—10 см, длина хвоста в среднем на 5—4 см ($p<0{,}001$) меньше, чем у волков Белоруссии и Карпат.

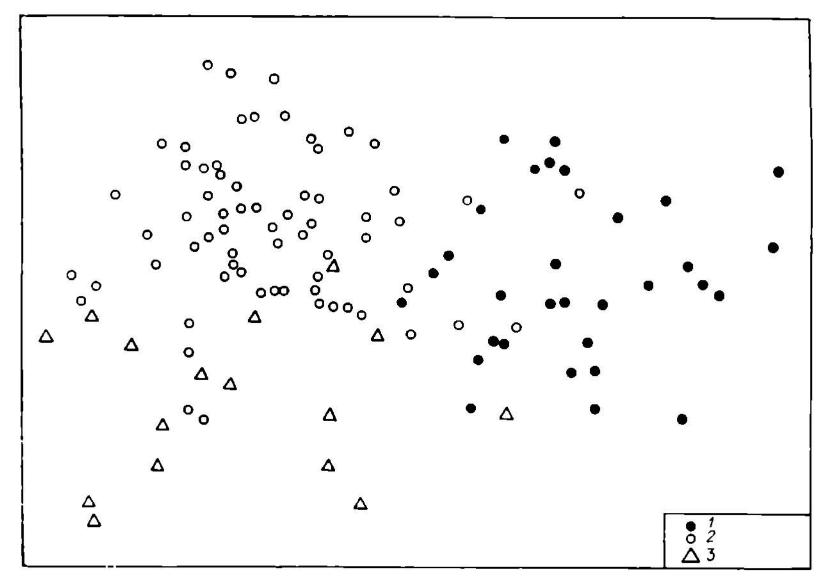


Рис. 4. Результаты одновременного разделения трех выборок (самцы) (обозначения см. на рис. 2).

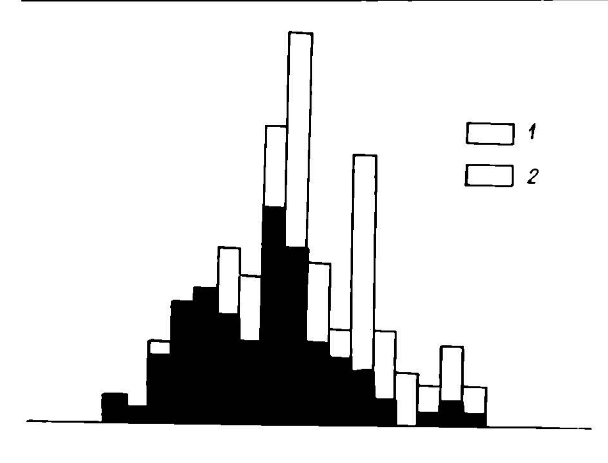


Рис. 5. Дискриминация смешанных проб:
1 — группа 1; *2* — группа 2.

Отличительной особенностью самцов карпатской популяции являются несколько укороченные уши (в среднем на 2 см, $p<0,001$); у самок же стопа в среднем на 2 см ($p<0,001$) короче, чем у волчиц из Белоруссии.

По экстерьерным показателям волки из различных областей лесной зоны европейской части страны неразличимы; только у самок из Литвы — хвост в среднем на 5 см короче, чем у самок из Белоруссии и Украинского Полесья.

Окраска волосяного покрова отличается большим полиморфизмом (табл.4), что затрудняет использование его в качестве диагностического. И все же, определенная географическая закономерность изменчивости этого признака прослеживается, при этом переход одной цветовой фазы в другую очень плавный. Просмотр большого числа шкур подтвердил известную закономерность о «порыжении» волков в направлении к югу. Особи с рыжей окраской встречаются в 2 раза чаще на юге, чем на севере Украины, и в 4 раза чаще, чем в Белоруссии. В том же направлении возрастает выраженность черного рисунка на спине. В более северных областях в два с лишним раза встречаются особи, у которых черный рисунок на спине слабо выражен или почти отсутствует. Выраженность рисунка на наружной поверхности передних лап в виде черной полосы возрастает в обратном направлении. У степных волков этот рисунок нередко еле заметен или вообще отсутствует. У значительного числа волков Украинского Полесья и Белоруссии интенсивная черная полоса охватывает все предплечье — от локтевого сустава до запястья. При этом черного рисунка на спине может и не быть. В последнем случае черные кончики волос (0,4—0,7 см) лишь в виде легкой вуали покрывают поверхность спины и боков, и только на хребте просматривается узкая темная полоска.

Структура волосяного покрова. Исследованные образцы шкур свидетельствуют, что в целом мех волков из северных областей Украины и Карпат по сравнению с образцами из северо-восточных областей страны более грубый и редкий, с большим содержанием ости (табл. 5). Но эти показатели имеют значительный раз-

Таблица 3. Масса (кг) и размеры тела (см) волков (М±м) европейской части ареала

Показатели	Литва	Белоруссия	Лесная зона Украины	Западные Карпаты	Степная зона Украины
			Самцы		
	29	22	14	45	23
Масса тела	42,5±0,86	42,0±0,77	44,5±0,91	43,0±7,80	36,3±1,15
Длина тела	125,3±0,99	130,0±2,09	131,3±1,43	128,7±1,36	121,6±0,89
Длина хвоста	41,0±0,72	45,0±0,75	43,0±0,66	44,5±0,82	40,4±0,58
Длина стопы	25,8±0,64	27,0±1,43	26,7±0,78	26,2±0,3	25,7±0,16
Высота уха	12,8±0,25	13,0±0,24	12,6±0,22	11,6±0,19	13,1±0,11
			Самки		
	18	7	9	32	10
Масса тела	37,1±1,76	36,0±0,73	37,3±1,28	36,2±7,50	29,7±1,32
Длина тела	118,6±2,18	128,0±2,23	129,7±2,04	126,1±1,66	115,0±1,74
Длина хвоста	39,4±0,97	45,0±0,81	46,4±1,14	42,5±0,66	39,2±3,12
Длина стопы	24,6±0,83	26,0±0,42	25,1±0,67	24,0±0,30	24,4±0,41
Высота уха	12,7±0,46	12,0±0,31	12,4±0,51	11,4±0,20	13,0±0,35

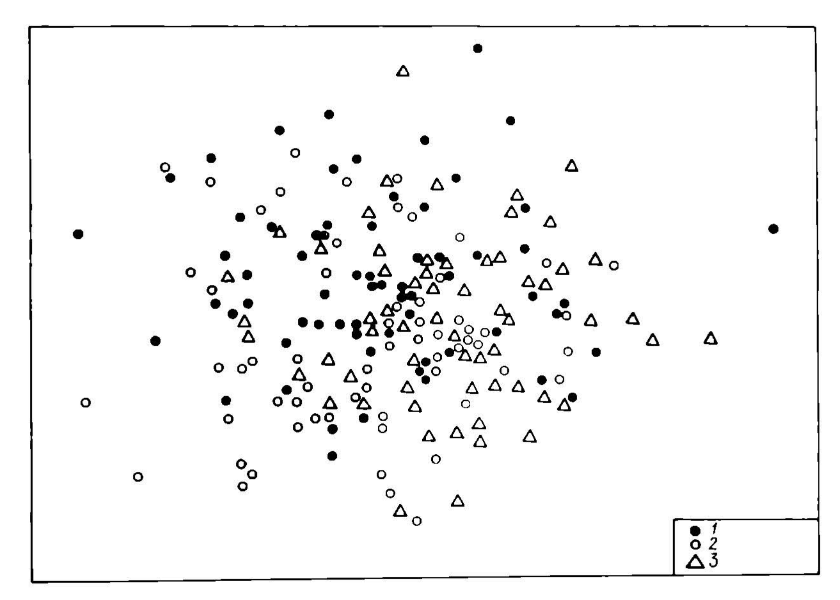


Рис. 6. Разделение трех смешанных проб:
1 — группа 1; *2* — группа 2; *3* — группа 3.

мах индивидуальной изменчивости, достигающий 40 % значения средних величин.* Структура волосяного покрова степных волков значительно отличается от таковой лесных и карпатских: мех короче, более редкий и грубый; длина направляющих волос 6—8,4 см (в среднем 6,3); пуховых 1,7—3,9 (2,8); остевых 5,2—7,9 (6,3). У лесных и карпатских соответственно направляющих 6,4—8,7 (8,1) и 5,3—8,2 (6,9), пуховых 3,2—4,8 (4,2). У степных волков число волос на единицу площади кожи меньше в среднем на 30 %, а содержание пуха — на 10—15 %; условный показатель мягкости (отношение толщины волоса к его длине) в 1,5 раза выше, что свидетельствует о большей жесткости волос.

Обсуждение результатов. Сравнительно-морфологический анализ волка из лесной, степной зоны и Карпат отображает общую картину клинальной изменчивости вида на всем протяжении его ареала (Россолимо, Долгов, 1965). Уменьшение размеров черепа идет в западном и южном направлении. Абсолютные значения краниометрических показателей волков Литвы, Карпат и Одесской обл. уступают таковым волков Ленинградской, Новгородской обл. и Украинского Полесья. Но эти различия достигают достоверного уровня лишь по небольшому числу признаков между выборками лесной зоны европейской части страны и степной зоны Украины. Уменьшение размеров тела, изменение окраски и структуры волосяного покрова проявляется здесь лишь в южном направлении.

Наличие клинальной изменчивости у волка затрудняет его внутривидовую дифференциацию. Но территориальная приуроченность основных морфологических показателей коррелятивно связана с ландшафтно-климатическими условиями исследованных природных зон и указывает на адаптивную их изменчивость. Правомочность совмещения границ подвидов волка с границами ландшафтно-географических зон была достаточно убедительно продемонстрирована схемой внутривидовой структуры в пределах восстановленного его ареала (Соколов, Россолимо, 1985).

* Следует отметить, что 8—10 % шкур, поступивших на Киевскую пушно-меховую базу из Украинского Полесья и Карпат (было просмотрено более 500 шкур), имели густой, пышный мех и не уступали по товарным качествам лучшим образцам шкур из центрального кряжа.

Таблица 4. Распределение шкур волков (%) по окраске и рисунку (зимний мех)

Признаки	Белоруссия, $n=168$	Лесная зона Украины, $n=294$	Восточные Карпаты, $n=131$	Степная зона Украины, $n=9$
Общий фон				
Светло-рыжий, палевый	8,0	3,7	4,6	—
Рыжий	9,6	38,8	36,7	44,4
Ярко-рыжий, ржаво-охристый	2,5	10,9	5,3	—
Рыже-серый, (переходной)	11,4	19,4	14,5	44,4
Серый	49,0	24,1	33,6	11,2
Светло-серый, белесый	19,5	3,1	5,3	—
Черный рисунок по спине				
Чепрачный, четко выражен	10,3	14,3	8,4	—
Размытый, отдельные полоски	61,2	64,6	64,1	88,8
Слабо выражен или почти отсутствует	28,5	21,1	27,5	11,2
Черный рисунок по наружной поверхности передних лап				
Четко выражен (в виде полос до середины предплечья или кисти)	69,5	31,3	30,2	11,2
Слабо выражен (в виде штриха)	20,1	35,7	38,2	44,4
Отсутствует	10,4	33,0	30,5	44,4

Таблица 5. Густота и условный показатель мягкости волосяного покрова взрослых волков (зимний мех)

Кряжи и регионы	Количество волос на 1 см²						Коэффициент мягкости					
	Огузок			Брюхо			Огузок			Брюхо		
	Всего	Остевых	Пуховых	Всего	Остевых	Пуховых	Направляющих	Остевых	Пуховых	Направляющих	Остевых	Пуховых
Сибирский *	3191	278 / 8,7	2913 / 91,3	1620	163 / 10,1	1457 / 89,9	—	1,03	0,36	—	0,95	0,70
Центральный * Северо-Восток европейской части СССР	3176	212 / 6,7	2964 / 93,3	1640	176 / 11,8	1464 / 89,2	—	—	—	—	—	—
Южный * Кавказ	1980	138 / 7,0	1842 / 93,0	1064	146 / 13,7	918 / 86,3	—	1,20	0,56	—	1,33	0,95
Южный Лесная зона Украины, n=4	2441	179 / 7,3	2262 / 92,7	1235	155 / 12,6	1080 / 87,4	1,89	1,13	0,53	1,23	0,97	0,78
Южный Карпаты, n=3	2312	183 / 7,9	2129 / 92,1	1308	162 / 12,4	1146 / 87,6	1,76	1,12	0,59	1,35	1,11	0,86
Южный Степная зона Украины, n=2	1585	257 / 16,2	1328 / 83,8	807	189 / 23,4	618 / 76,6	2,14	1,68	0,86	1,93	1,45	1,03

Примечания: В числителе — абс., в знаменателе — %; * — по данным Н. М. Замахаевой (1979).

Волки степной зоны Украины по своим краниометрическим, морфометрическим характеристикам, окраске и структуре волосяного покрова отличаются от волков лесной зоны европейской части страны. Их череп меньше, отличается более узкой удлиненной конструкцией, что указывает на меньшую мощность хищнического аппарата. Использование в сравнительном краниологическом анализе статистического метода, учитывающего межпризнаковые корреляции, позволило довольно четко отделить степных волков (особенно самок) от номинативной формы лесной зоны

Украины и сопредельных территорий. Масса тела волка степной популяции на 7—10 кг, длина тела — на 5—10 см, длина стопы — на 1—2 см меньше; чаще встречаются особи с рыжей окраской и «густым» черным рисунком на спине. Число волос на единицу площади кожного покрова у степных волков в среднем на 20—30 % меньше, содержание пуховых волос на 9 % меньше, условный коэффициент мягкости выше на 13 %.

Основные морфологические показатели степной популяции волка с территории Украины в целом совпадают с признаками, приведенными в оригинальном описании подвида *C. l. campestis* Dwigubski (1804), из которого следует, что данная форма по размерам меньше среднерусской. Кондилобазальная длина черепа у самцов степного подвида различных популяций составляет 235,2—237 мм и 217,4—229,8 мм у самок; у волков степной Украины соответственно 238,8 и 223,5 мм. Волосяной покров более низкий, грубый и редкий (Гептнер, 1967), что характерно и для волка степной украинской популяции. В окраске волосяного покрова полного совпадения нет. Окраска степного подвида относительно светлая, серая или буроватая со значительной примесью черных волос. У волков же степной зоны Украины преобладает рыжая окраска с выраженным черным рисунком на спине. Различия в основном фоне окраски можно объяснить недостаточной репрезентативностью изученного материала, кроме того, не исключается полиморфизм окраски в пределах ареала степного подвида и существование внутри него различных географических форм (в описании не указывается объем использованного материала и его типовая местность).

Отличие большинства морфологических признаков волка степной зоны Украины от номинативной формы и их сходство с диагностическими признаками степного подвида дают основания считать ее как одну из географических рас *C. l. campestris*. Выяснение систематического положения той или иной географической популяции логически предусматривает рассмотрение вопроса об истории ее формирования. Как было сказано выше, некоторые авторы считают, что автохтонная степная популяция волка на Украине была полностью истреблена, а ее ареал был занят переселенцами из смежных северных или западных областей. Если принять это предположение за действительность, то постановка вопроса о систематическом положении современной популяции волка южных областей республики теряет смысл. Однако данные по распространению и заготовкам шкур опровергают эти положения. Бесспорным остается тот факт, что численность волка в степной зоне европейской части страны к настоящему времени резко сократилась, а в ряде областей он практически исчез. Но сохранились отдельные очаги выживания вида, откуда в особо благоприятные периоды (например 1955—1965 гг) волк распространяется почти по всей территории этой природной зоны. В начале 30-х гг, когда численность волка на Украине была повсеместно низкая (за год добывалось всего около 60 экз.), на долю степной зоны приходилось все же около 18 % общереспубликанских заготовок. В период массового размножения хищников (среднегодовая добыча составляла 2260 экз.) эта зона давала до 29,3 % общей заготовки, а в период очередной депрессии численности (1965—1970 гг) заготовка шкур упала до 17,6 %. На территории степной зоны волки ежегодно добываются в Ворошиловградской (в 1980—1985 гг в среднем за год около 60 экз.), Одесской (11 экз.), Донецкой и Днепропетровской (по 6—7 экз. в год) областях. С 1966 г. заготовки шкур прекратились в Херсонской, Запорожской, Николаевской и Кировоградской обл., где в некоторые годы добываются единичные звери.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что несмотря на сложившиеся неблагоприятные экологические условия для крупных хищников, волк в степной зоне все же сохранился. Очаги выживания вида находятся на территории Ворошиловградской обл. (преимущественно по пойменным лесам Северского Донца) и в северных районах Одесской

обл., где проходят отроги Подольской возвышенности, изрезанные глубокими балками и оврагами с сохранившимися участками байрачных лесов.

На смежных с Одесской областью территориях малочислен. В Молдавии в первые послевоенные годы его численность возросла примерно до 300 экз., а в конце 60-х гг сократилась до 20—30 экз; в настоящее время там встречаются отдельные особи. Зимой численность несколько возрастает за счет иммиграции из Румынии и смежных районов Украины. На Буковине, а также в Тернопольской, Хмельницкой и Винницкой обл. в последние десятилетия волк стал крайне малочисленным, выводки отмечаются лишь спорадически. Далее на восток вдоль всего Северного Причерноморья и Северного Приазовья волк практически исчез. Таким образом, на этой территории северная часть Одесской области остается единственным очагом сохранения вида.

Волки с территории Карпат относятся к номинативной форме (Hell, Paul, 1982), что подтверждается и нашими данными. Однако некоторые морфологические особенности у волков карпатской популяции все же имеются. По абсолютным промерам их череп несколько мельче, чем у номинативной формы, хотя различия ни по одному признаку не достигают доверительного уровня. Результаты многомерного анализа краниометрических данных показали, что в условном пространстве выборки карпатской и лесной популяций располагаются близко друг к другу, но полного совпадения точек при проецировании на разделящую прямую нет. Из экстерьерных особенностей карпатского волка следует указать на меньшую длину ушей (небольшую короткоухость).

Отмеченные морфологические особенности, обусловленные, вероятно, спецификой природных условий карпатского региона, позволяют рассматривать данную популяцию как отдельную географическую расу номинативной формы. Отсутствие более выраженных морфологических различий, достигающих дистанции подвидового уровня, можно объяснить сравнительной «молодостью» карпатской популяции. По всей вероятности этот хищник в недалеком прошлом в Карпатах отсутствовал, и его расселение шло вслед за антропогенным преобразованием природной среды (Реймерс, Бибиков, 1985).

По абсолютным промерам череп карпатского волка близок к степному. Это послужило основанием объединить обе популяции в одну — юго-западную, изолированную от основной части ареала (Гурский, 1983). Данные многомерной статистики показывают, что по своим морфологическим характеристикам, определяемым взаимоотношением большого числа черепных признаков, карпатские волки значительно ближе к лесным, чем степным. По массе и размерам тела, окраске и строению волосяного покрова карпатские и степные волки далеко не идентичны между собой. Следовательно, рассматривать их как одну географическую форму нет оснований. Нужно учитывать и специфику природных условий этих двух регионов. Неправомочно и высказывание относительно изоляции степной и карпатской популяций от основного ареала. Ареал волка на Украине непрерывен, он огибает по периферии территорию республики от ее юго-западных до юго-восточных границ. Практически сейчас свободны от волка центральные и южные районы. Наибольшей плотности население хищника достигает в Полесье, затем в Карпатах и в некоторых районах Лесостепи. В пределах степной зоны имеется два очага выживания вида — Ворошиловградский и Одесский (расстояние между ними около 500 км). Все население волка в зависимости от зонального и территориального распределения условно можно разделить на четыре основных популяции: 1. юго-западную степную, тесно связанную с молдавской; 2. карпатскую; 3. полесскую; 4. юго-восточную степную (Ворошиловградская, Донецкая и Днепропетровская обл.).

Систематическое положение волка восточных областей степной зоны Украины и смежных территорий РСФСР (Воронежская, Белгород-

ская, Ростовская обл.) остается неясным. Не исключено, что эта часть ареала представлена отдельной географической формой степного подвида. На морфологические отличия Воронежской популяции от типичных лесных волков центральных областей страны указывает В. Г. Гептнер (1967).

Заключение. Волк юго-западной части Украины относится к одной из географических рас степного подвида *C. l. campestris*. Карпатская популяция волка является самостоятельной географической расой номинативной формы *C. l. lupus*. Использование многомерного метода математического анализа может оказать действенную помощь при решении таксономических задач на подвидовом уровне у представителей семейства псовых.

Барабаш-Никифоров И. И. Нариси фауни степової Наддніпрянщини (колишньої Єкатеринославщини).— Харків : Державидав України, 1928.— Ч. 1/2.— 135 с.
Браунер А. А. Сельскохозяйственная зоология.— Одесса, 1923.— 435 с.
Гептнер В. Г., Наумов Н. П., Юргенсон П. Б. и др. Млекопитающие Советского Союза.— М.: Высш. школа, 1967.— 1004 с.
Гурский И. Г. Волк юга европейской части СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Одесса, 1969.— 28 с.
Груский И. Г. Волк в северо-западном Причерноморье // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд-ние биол.— 1978.— Вып. 3.— С. 29—38.
Гурский И. Г. Географическая изменчивость и внутривидовая систематика волка европейской части СССР // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих.— М.: Наука, 1983.— С. 36—38.
Замахаева Н. М. Об изменчивости структуры волосяного покрова волка // Экология.— 1979.— № 3.— С. 99—101.
Корнєєв О. П. Вовк та його знищення.— К.: Держсільгоспвидав УРСР, 1950.— 104 с.
Рао С. Р. Линейные статистические методы и их приложения.— М.: Наука, 1968.— 548 с.
Реймерс Н. Ф., Бибиков Д. И. Ареал и его изменчивость // Волк.— М. : Наука, 1985.— С. 51—63.
Россолимо О. Л., Долгов В. А. Закономерность изменчивости черепа волка (Canis lupus Linnaeus, 1758) на территории СССР // Acta theriologica.— 1965.— 10.— P. 195—207.
Соколов В. Е., Россолимо О. Л. Систематика и изменчивость // Волк.— М. : Наука, 1985.— С. 21—50.
Фукунага К. Введение в статистическую теорию распознавания образов.— М.: Наука, 1979.— 368 с.
Шевченко Л. С. Краниометрические показатели обыкновенной лисицы европейской части СССР // Вестн. зоологии.— 1987.— № 3.— С. 63—71.
Hell P., Paul L. Ergebnisse Taxonomischen Untersuchungen des Wolfes (Canis lupus) in den Slovakischen Karpaten // Folia zoologica.— 1982.— 1, N 3.— P. 255—270.
Jolicoeur P. Multivariate geographical variation in the wolf (Canis lupus L.) // Evolution.— 1959.— **12**, N 3.— P. 293—300.
Witt J. W., Deblase A. F. A taxonomic study of the red fox, Vulpes vulpes, from Iran // Mammalia.— 1983.— **47**, N 2.— P. 247—255.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 19.06.87

РЕФЕРАТ ДЕПОНИРОВАННОЙ СТАТЬИ

О гнездовании трех видов пчел рода Colletes Latr. с заметками по биологии клептопаразитической пчелы Epeolus cruciger Pz. (Hymenoptera Colletidae, Anthophoridae) / Радченко В. Г.— 13 с.— Библиогр. 17 назв.— Деп. в ВИНИТИ 03.06.88 № 4388 — В88.

Описано строение гнезд *C. cunicularius* (L.), *C. daviesanus* Sm. и *C. fodiens* Geoffr., обнаруженных на юго-востоке Украины. Отмечено гнездование *C. daviesanus* как в почве и глинобитных стенах, где самки самостоятельно делают ходы, так и в искусственных гнездах-ловушках, изготовленных из бумажных и пластмассовых трубочек, что дает предпосылки его разведения в научных и хозяйственных целях. У этого вида впервые обнаружено изготовление личинками примитивных коконов. Впервые приведены особенности паразитирования пчелы *Epeolus cruciger* Pz. в гнездах *C. fodiens*.